



ظرفیت زیستی مناطق بیابانی

مروری بر اکولوژی سیانوباکتری‌ها به‌عنوان پیشگامان توالی اکوسیستم بیابان

لیلا کاشی زنوزی^{۱*}، محمد خسروشاهی^۲

مقدمه

و توسعه سایر گونه‌های گیاهی مهیا می‌کنند، از این رو، پیشگامان توالی اکوسیستم‌های دارای شرایط حاد محیطی هستند (Weber et al., 2016) و از جمله اولین گروه از موجودات استقرار یافته روی کره خاکی محسوب می‌شوند (Weber et al., 2016). عوامل محیطی بر ساختار جامعه سیانوباکتری تأثیر می‌گذارد. چندین مطالعه نشان داده‌اند، مرحله توالی پوسته‌های زیستی، محل نقاط نمونه‌برداری، آب‌وهوا، بارش، اعماق خاک و ارتفاع، همگی بر تنوع و فراوانی سیانوباکتری‌های پوسته‌های زیستی مؤثر هستند (Miralles et al., 2020؛ Li et al., 2020). تحقیقاتی پیرامون اثر متقابل سیانوباکتری‌ها و خاک بر یگدیگری انجام شده است. به‌عنوان مثال، تنوع سیانوباکتری‌ها در خاک‌های گچی در مرکز اسپانیا، بررسی و گزارش شد، خاک‌های گچی تحت سلطه سیانوباکتری‌های رشته‌ای هستند و فراوانی و تنوع کمتری دارند (Cano-Díaz et al., 2018). در نواحی کوهستانی شمال اورال که هوازگی شدید است، سیانوباکتری‌های کروی، روی خاک‌های شنی درشت‌دانه مستقر شده در شیب‌های تند، غالب هستند، در حالی که در دشت‌ها و شیب‌های ملایم، سیانوباکتری‌های رشته‌ای پراکنش دارند (Patova et al., 2018). تنوع گونه‌های سیانوباکتری‌ها را در خاک‌های نیمه‌بیابانی و بیابانی روسیه، خاک‌های چمن‌زار و خاک‌های آهکی شاه‌بلوط بررسی کرد. همچنین، Ronce-ro-Ramos و همکاران (۲۰۱۹)، تنوع ساختاری جوامع سیانوباکتری ایجاد شده از خاک رس، سیلتی و لوم‌شنی ماسه‌سنگ‌های آهکی و گلسنگ‌های آهکی را در جنوب شرقی اسپانیا بررسی کردند و تفاوت‌های ترکیب سیانوباکتری را در خاک‌های مناطق جغرافیایی مختلف نشان دادند. بالاین‌حال، مطالعات بیشتری بر اساس تنوع سیانوباکتری‌های پوسته‌های زیستی خاک در ماتریس‌های مختلف خاک هنوز انجام نشده است.

مناطق خشک و بیابانی، تقریباً ۴۰ درصد از مساحت کره زمین را دربرمی‌گیرند (Reynolds et al., 2007). پوسته‌های زیستی به‌عنوان مهندسان اکوسیستم بیابان، به‌طور گسترده در مناطق خشک و نیمه‌خشک توزیع شده‌اند که بیش از ۱۲ درصد از سطح زمین را تشکیل می‌دهند و جزو بیولوژیکی مهم اکوسیستم‌های بیابانی و شنزارها هستند (Rodriguez-Caballero Emilio et al., 2018). پوسته‌های زیستی، جملگی از سیانوباکتری‌ها، جلبک‌ها، قارچ‌ها، باکتری‌ها، گلسنگ‌ها و خزها تشکیل شده‌اند (Eldridge et al., 2020). سیانوباکتری‌ها به‌عنوان یکی از قدیمی‌ترین موجودات زنده، از ۳/۵ میلیارد سال پیش روی زمین زندگی می‌کنند (Mazard et al., 2016؛ Garcia-Pichel et al., 2019). تقریباً ۲/۳ میلیارد سال پیش (شکل ۱)، این پروکاریوت‌ها به تدریج ترکیب شیمیایی جو اصلی را با انجام فتوسنتز و تولید اکسیژن تغییر دادند و نقش زیادی در تکامل حیات روی زمین ایفا کردند و روند تکامل را تغییر دادند (Andreeva et al., 2020). سیانوباکتری‌ها، در همه جا و در محیط‌های مختلف، از جمله دریاچه‌های نمک، چشمه‌های آب گرم، بیابان‌ها، دریاچه‌های عمیق، کوه‌های یخ و نواحی قطبی، در چرخه‌های بیوژئوشیمیایی درگیر هستند (Wiltbank and Kehoe, 2019). سیانوباکتری‌ها، زیستگاه‌ها و منابع غذایی مناسبی را برای بسیاری از میکروارگانیسم‌های خاک و مزوفون‌ها، خزها، گلسنگ‌ها و سایر موجودات، از طریق فتوسنتز و تثبیت نیتروژن در مناطق خشک فراهم می‌کنند و محیط پایداری را برای کلونیزاسیون میکروبی بعدی به وجود می‌آورند که نقش بسیار مهمی در تثبیت شن، تثبیت خاک، پایداری خاکدانه‌ها، تنظیم هیدرولوژی و حفظ رطوبت در اکوسیستم و سلامت اکولوژیکی رویشگاه دارند (Song et al., 2020). سیانوباکتری‌ها با بهبود شرایط اکولوژیکی میکروزیستگاه‌های خود، بستر خاک را برای استقرار

*- نویسنده مسئول، کارشناس پژوهش (دکتری بیابان‌زدایی، بخش تحقیقات بیابان، مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران پست الکترونیک: zzenouzi@yahoo.com

۲- استاد پژوهش، بخش تحقیقات جنگلها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران



شکل ۱- توالی اکوسیستم و پیدایش رده‌های مختلف گیاهان روی کره زمین در زمان‌های مختلف (Weber et al., 2016)

درد و به افزایش پایداری خاکدانه (Kheifam and Roohi, 2020) و محافظت سیانوباکتری‌ها در برابر تنش‌های محیطی از قبیل اشعه UV، شوری، خشکی و تغییرات دمایی منجر می‌شود (Chamizo et al., 2018). علاوه بر قابلیت‌های ذکر شده، بسیاری از سیانوباکتری‌ها، اندام‌های رشته‌ای دارند که بین فضای خاک توسعه می‌یابند و شبکه‌ای منسجم از رشته‌های سیانوباکتری و ذرات خاک را تشکیل می‌دهند (Wang et al., 2009). سیانوباکتری‌های رشته‌ای، یک لایه به نسبت ضخیم بین یک تا سه میلی‌متر در سطح خاک ایجاد می‌کنند و مقاومت لایه سطحی خاک را در برابر نیروهای فرساینده بادی و آبی افزایش می‌دهند (Chamizo et al., 2018).

با توجه به وسعت بیابان‌های ایران، شدت فرسایش بادی، عواقب مخرب ناشی از وقوع طوفان‌های گرد و غبار و از طرفی، پیامدهای زیست‌محیطی ناشی از کاربرد انواع خاکپوش‌های نفتی و پلیمری، شاید بتوان گفت، یکی از راهکارهای بیولوژیکی مؤثر در اصلاح خاک‌های بیابانی، استفاده از گونه‌های بومی سیانوباکتریایی است. لیکن، مطالعات بسیار کمی در حوزه شناسایی و تنوع زیستی سیانوباکتری‌های خاک‌زی اکوسیستم‌های بیابان‌های ایران، به‌عنوان بخشی از ظرفیت زیستی مناطق بیابانی انجام شده است. از این رو، در نوشتار پیش‌رو، ضمن بررسی

متأسفانه، طبقه‌بندی سیانوباکتری‌ها هنوز دارای مشکلات زیادی است، یکی از دلایل آن، استفاده موازی از قوانین نام‌گذاری گیاه‌شناسی و باکتریایی است. طبقه‌بندی جدید سیانوباکتری‌ها بر اساس 16S rRNA انجام می‌شود و یکی از مهم‌ترین منابع آن، طبقه‌بندی براساس ژن‌های ثبت‌شده در بانک اطلاعاتی ژنی NCBI است که سیانوباکتری‌ها را به شش راسته، Cloeobacteriales، Stigonematales، Chroococcales، Pleurocapsales، Etemedifar و Nostocales، تقسیم نموده‌اند (and Derk Vand, 2019).

بسیاری از پژوهشگران افزودن سیانوباکتری‌ها را به خاک، اقدامی مؤثر برای اصلاح خاک و افزایش عملکرد آن به‌ویژه در مناطق بیابانی می‌دانند (Rossi et al., 2022؛ Mugnai et al., 2018). بدین منظور سیانوباکتری‌ها، به‌تنهایی (Wang et al., 2009) یا به‌صورت هم‌زمان با کشت گیاهان (Zhao et al., 2019) استفاده می‌شوند. به‌تازگی تلقیح سیانوباکتری‌ها توأم با بیوپلیمرهای جاذب رطوبت یا مواد شیمیایی از جمله پلی‌یورتان (Polyurethane)، به‌صورت امولسیون به‌شدت مورد توجه قرار گرفته است (Park et al., 2017). سیانوباکتری‌ها پس از تلقیح و استقرار در خاک، به‌سرعت مقدار زیادی از مواد پلی‌ساکاریدی برون‌سلولی تا ۶۰ درصد حجم زیست‌توده (Adessi et al., 2018) و به میزان ۵۰ میکرومول بر ثانیه ترشح می‌کنند که ترکیبی از کربوهیدرات‌ها، پروتئین‌ها، لیپیدها و DNA است (Ritchie et al., 2006). این امر، در اتصال‌پذیری ذرات خاک، تأمین مواد مغذی برای سایر میکروارگانیسم‌ها و افزایش محتوای رطوبتی خاک، نقش زیادی

نتایج مطالعات انجام شده توسط سایر پژوهشگران جهان، اقدامات انجام شده در ایران نیز تشریح می شود تا بر مبنای آن، بتوان نسبت به تعریف طرح جامع ظرفیت زیستی مناطق بیابانی و کویری اقدام نمود.

تنوع زیستی سیانوباکتری های خاکزی بیابانی

بیابان ها از نظر ویژگی های اقلیمی، فیزیکی و بیولوژیکی، با یکدیگر متفاوت هستند (Ahmadi, 1995) و براساس همین ویژگی ها، تقسیم بندی های مختلفی دارند. یکی از مهم ترین تقسیم بندی ها، براساس ویژگی های اقلیمی است و در آن همه بیابان های جهان به دو نوع سرد و گرم دسته بندی شده اند. وسعت بیابان های گرم بیشتر از بیابان های سرد است. بزرگ ترین بیابان های سرد و گرم دنیا، در جدول های ۱ و ۲ ارائه شده اند. بیابان های گرم و خشک، نزدیک حاره و اطراف مدارین رأس السرطان و رأس الجدی واقع شده اند. دامنه تغییرات دمایی در آنها بین ۲۰ تا ۲۵ درجه سانتی گراد و حداکثر درجه حرارت در آنها ۴۳ تا ۴۹ درجه سانتی گراد

است. بارندگی در دوره های کوتاهی بین دوره های بدون بارندگی اتفاق می افتد. میانگین بارندگی در بیابان های گرم، کمتر از ۱۵۰ میلی متر در سال است. بیابان های سرد در نوار حاشیه ای اطراف قطبین زمین واقع شده اند. بارندگی به صورت برف بوده و در فصل بهار اتفاق می افتد. میانگین بارندگی سالانه ۱۵۰ تا ۲۶۰ میلی متر است. تراکم پوشش گیاهی بسیار کم و تقریباً ۱۰ درصد است که به صورت پراکنده سطح زمین را پوشانده اند (Khosroshahi, 2015). عمده ترین تفاوت این دو نوع بیابان، میزان بارندگی، درجه حرارت، موقعیت مکانی، عرض جغرافیایی، انواع گونه های گیاهی و جانوری و نحوه زندگی آنهاست (Khosroshahi, 2015).

پژوهشگران زیادی در بیابان های مختلف دنیا، کار شناسایی و بررسی اکولوژی و رفتارهای فیزیولوژیکی سیانوباکتری را آغاز کرده اند. همان طور که در جدول ۱ ارائه شده است، شناسایی سیانوباکتری ها در بیابان گبی (کشور مغولستان)، بیابان های افغانستان و سایر بیابان ها در آفریقا و آمریکای جنوبی انجام نشده است و تنها مطالعات ابتدایی در حد مقایسه پوسته های سیانوباکتریایی با سایر دسته جات پوسته های زیستی انجام شده است. برخی مطالعات نشان

جدول ۱- مهم ترین بیابان های گرم ایران و جهان به همراه سیانوباکتری های خاکزی شناسایی شده

نام	نوع	مساحت (کیلومتر مربع)	مکان	سیانوباکتری های خاکزی شناسایی شده در بیابان های گرم ایران و جهان	منبع
صحرای بزرگ آفریقا	جنب حاره ای	۹۰۰۰۰۰	آفریقای شمالی (الجزایر، چاد، مصر، اریتره، لیبی، مالی، موریتانی، مراکش، نیجر، سودان و تونس)	<i>Microcoleus vaginatus</i> , <i>Microcoleus steenstrupii</i> , <i>Scytonema hyalinum</i> , <i>Tolypothrix distorta</i> , <i>Calothrix sp.</i> , <i>Chroococciopsis spp.</i> , <i>Pseudoacaryochloris sahariense</i>	Mehda et al., 2021
استرالیا	جنب حاره ای	۲۷۰۰۰۰	استرالیا	<i>Microcoleus paludosus</i> , <i>Microcoleus Vaginatus</i> , <i>Nostoc commune</i> , <i>Scytonema sp.</i> , <i>Stigonema ocellatum</i> , <i>Porphyrosiphon notarissi</i>	Chilton et al., 2022; Williams et al., 2008
عربستان	جنب حاره ای	۲۳۳۰۰۰	آسیای غربی (عراق، اردن، کویت، عمان، قطر، عربستان سعودی، امارات متحده عربی و یمن)	<i>Spirulina platensis</i> , <i>Nostoc linckia</i> , <i>Phormidium autumnale</i> , <i>Tolypothrix distorta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena circinalis</i> , <i>Anabaena spiroides</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Arthrospira jeneri</i> , <i>Chroococcus majore</i> , <i>Chroococcus minor</i> , <i>Chroococcus turgiedus</i> , <i>Gelocapsa sp.</i> , <i>Lyngbya borgertii</i> , <i>Lyngbya contorta</i> , <i>Merismopedia glauca</i> , <i>Microcystis flosaquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Nostoc sp.</i> , <i>Nostoc commune</i> , <i>Nostoc linckia</i> , <i>Nostoc muscorum</i> , <i>Oscillatoria limosa</i> , <i>Oscillatoria formosa</i> , <i>Oscillatoria nigra</i> , <i>Phormidium sp.</i> , <i>Phormidium molle</i> , <i>Rivularia sp.</i> , <i>Scytonema archangelii</i> , <i>Spirulina laxa</i> , <i>Spirulina platensis</i> , <i>Spirulina subsalsa</i> , <i>Spirulina major</i> , <i>Synchococcus sp.</i> , <i>Tolypothrix sp.</i> , <i>Woella saccata</i>	Al-Wathnani et al., 2012; Al-Sodany et al., 2018
بیابان گبی	زمستان سرد	۱۲۹۵۰۰	آسیای مرکزی (چین و مغولستان)	-	-



منبع	سیانوباکتری‌های خاکری شناسایی شده در بیابان‌های گرم ایران و جهان	مکان	مساحت (کیلومتر مربع)	نوع	نام	رتبه
Thomas et al., 2008; Roman et al., 2021	<i>Phormidium spp.</i> , <i>Microcoleus spp.</i> , <i>Nostoc commune</i> , <i>Scytonema hyalinum</i> , <i>olyptothrix distorta</i> , <i>Scytonema javanicum</i>	جنوب آفریقا (آنگولا، بوتسوانا، نامیبیا و آفریقای جنوبی)	۹۰۰۰۰	جنب‌حاره‌ای	کالاهاری	۵
-	-	آمریکای جنوبی (آرژانتین و شیلی)	۶۲۰۰۰	زمستان سرد	پاتاگونیا	۶
-	-	آسیای غربی (عراق، اردن، و سوریه)	۵۲۰۰۰	جنب‌حاره‌ای	شام	۷
Couradeau et al., 2019	<i>Microcoleus vaginatus</i> , <i>Oscillatoriales</i> , <i>Nostocales</i> , <i>Chroococcales</i>	ایالات متحده آمریکا	۴۹۲۰۰	زمستان سرد	گریت بیسین	۸
Omari et al., 2022; Maya et al., 2002	<i>Microcoleus spp.</i> , <i>Nostoc spp.</i> , <i>Scytonema</i> , <i>Hassalia</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Calothrix</i>	آمریکای شمالی (مکزیک و ایالات متحده آمریکا)	۴۵۰۰۰	جنب‌حاره‌ای	چیهواوان	۹
Billi et al., 2017	<i>Chroococcidiopsis</i> , <i>Nostoc commune</i> , <i>Synechococcus</i> ,	ترکمنستان	۳۵۰۰۰	زمستان سرد	قره‌قوم	۱۰
Garcia-Pichel et al., 2001,	<i>Microcoleus vaginatus</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Schizothrix spp.</i>	ایالات متحده آمریکا	۳۳۷۰۰	زمستان سرد	کلرادو	۱۱
Garcia-Pichel et al., 2001,	<i>Microcoleus vaginatus</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Schizothrix spp.</i>	آمریکای شمالی (مکزیک و ایالات متحده آمریکا)	۳۱۰۰۰	جنب‌حاره‌ای	سونورا	۱۲
-	-	آسیای مرکزی (قزاقستان، ترکمنستان و ازبکستان)	۳۰۰۰۰	زمستان سرد	قزل‌قوم	۱۳
Cano-Diaz et al., 2020	<i>Oscillatoriales</i> , <i>Nostocales</i> , <i>Pseudanabaenales</i> , <i>Pleurocapsales</i> , <i>Synechococcales</i> , <i>Chroococcales</i> , <i>Micrococcales</i> , <i>Phormidium sp.</i>	چین	۲۷۰۰۰	زمستان سرد	تاکیلماکان	۱۴
Bhatnagar et al., 2008	<i>Scytonema</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Scytonema</i> , <i>Lyngbya</i> , <i>Calothrix</i> , <i>Microcoleus</i>	آسیای جنوبی (هند و پاکستان)	۲۰۰۰۰	جنب‌حاره‌ای	تهار	۱۵
-	-	افغانستان	۱۵۰۰۰	ساب‌تروپیکال	دشت مارگو	۱۶
-	-	افغانستان	۱۴۶۰۰	ساب‌تروپیکال	ریگستان	۱۷
Jung et al., 2019	<i>Aliterella sp.</i> , <i>Chroococcidiopsis sp.</i> , <i>Gloeocapsopsis sp.</i> , <i>Kastovskya adunca</i> , <i>Leptolyngbya sp.</i> , <i>Microcoleus vaginatus</i> , <i>Mojavia pulchra</i> , <i>Myxosarcina sp.</i> , <i>Nodosolinea epilithica</i> , <i>Nostoc cf. edaphicum</i> , <i>Nostoc cf. punctiforme</i> , <i>Nostoc sp.</i> , <i>Phormidesmis sp.</i> , <i>Phormidium autumnale</i> , <i>Pleurocapsa minor</i> , <i>Pseudophormidium sp.</i> , <i>Scytonema hyalinum</i> , <i>Tolypothrix sp.</i> , <i>Trichocoleus badius</i> , <i>Trichocoleus desertorum</i> , <i>Trichocoleus sociatus</i>	آمریکای جنوبی (شیلی و پرو)	۱۴۰۰۰	ساحلی گرم	آتاکاما	۱۸

منبع	سیانوباکتری‌های خاکزی شناسایی شده در بیابان‌های گرم ایران و جهان	مکان	مساحت (کیلومتر مربع)	نوع	نام	رتبه
Alwathnani and Johansen, 2011;	<i>Pseudanabaenales</i> (<i>Arthronema cf. africanum</i> , <i>Leptolyngbya foveolarum</i> , <i>Leptolyngbya nostocorum</i> , <i>Leptolyngbya tenuis</i> , <i>Leptolyngbya sp.</i> , <i>Trichocoleus sp.</i>) <i>Oscillatoriales</i> (<i>Pseudophormidium hollerbachianum</i> , <i>Phormidium cf. kuetzingiana</i> , <i>Phormidium sp.</i> , <i>Symploca muscorum</i> , <i>Microcoleus steenstrupii</i> , <i>Microcoleus vaginatus</i>) <i>Nostocales</i> (<i>Nostoc indistinguenda</i> , <i>Nostoc desertorum</i> , <i>Nostoc punctiforme</i> , <i>Calothrix cf. fusca</i> , <i>Scytonema javanicum</i> , <i>Scytonema cf. obscurum var. terrestre</i> , <i>Scytonema hyalinum</i> , <i>Hassallia byssoidea</i> , <i>Tolypothrix cf. camptylonemoides</i>)	ایالات متحده آمریکا	۱۲۴۰۰۰	جنب‌حاره‌ای	موهاوی	۱۹
-	-	ایالات متحده آمریکا	۸۳۰۰۰	زمستان سرد	کلمبیا بیسن	۲۰
-	-	جنوب آفریقا (آنگولا و نامیبیا)	۸۱۰۰۰	ساحلی سرد	بیابان نامیب	۲۱
Etemadi-Khah et al., 2017; Moghtaderi et al., 2009	<i>Phormidium autumnale</i> , <i>Trichocoleus desertorum</i> , <i>Microcoleus sp.</i> , <i>Leptolyngbya subtilissima</i> , <i>Leptolyngbya scottii</i> , <i>Nostoc sp.</i> , <i>Microcystis sp.</i> , <i>Ocillatoria sp.</i> , <i>Chroococcuss sp.</i> , <i>Chroococciopsis</i> , <i>Ocillatoria sp.</i> , <i>Chroococcuss sp.</i> , <i>Trichocoleus desertorum</i> , <i>Tychonema sp.</i> , <i>Leptolyngbya subtilissima</i>	ایران	۷۷۰۰۰	جنب‌حاره‌ای	دشت کویر	۲۲
-	-	ایران	۵۲۰۰۰	جنب‌حاره‌ای	دشت لوت	۲۳

جدول ۲- مهم‌ترین بیابان‌های سرد جهان به همراه گونه‌های سیانوباکتری‌های خاکزی شناسایی شده

منبع	سیانوباکتری‌های خاکزی شناسایی شده در بیابان‌های سرد جهان	مکان	مساحت (کیلومتر مربع)	نوع	نام	رتبه
Rego et al., 2019; Pushkareva et al., 2018	<i>Leptolyngbya</i> , <i>Nodosilinea sp.</i> , <i>Synechococcales</i> , <i>hodgsonii</i> , <i>Oscillatoriales</i> , <i>Synechococcales</i> , <i>Chroococcales</i> , <i>Nostocales</i> , <i>Microcoleus sp.</i> , <i>Calothrix sp.</i>	جنوبگان	۱۴۰۰۰۰۰	یخ‌زده قطبی و توندرا	جنوبگان	۱
Vincent, 2000; Davydov, 2018	<i>Chroococciopsis</i> , <i>Phormidium autumnale</i> , <i>Gloeocapsa</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Oscillatoria priestleyii</i> , <i>Gloeobacter</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Calothrix</i> , <i>Dichothrix</i> , <i>Microchaete</i> , <i>Rivularia</i> , <i>Scytonema</i> , <i>Stigonema</i> , <i>Tolypothrix</i> , <i>Chroococcus</i> , <i>Microcystis</i> , <i>Chroococciopsis</i> , <i>Lyngbya</i> , <i>Leptolyngbya</i> , <i>Phormidesmis</i>	شمالگان (آلاسکا، کانادا، فنلاند، گرینلند، ایسلند، نروژ، روسیه و سوئد)	۱۳۹۸۵۰۰۰	یخ‌زده قطبی و توندرا	شمالگان	۲

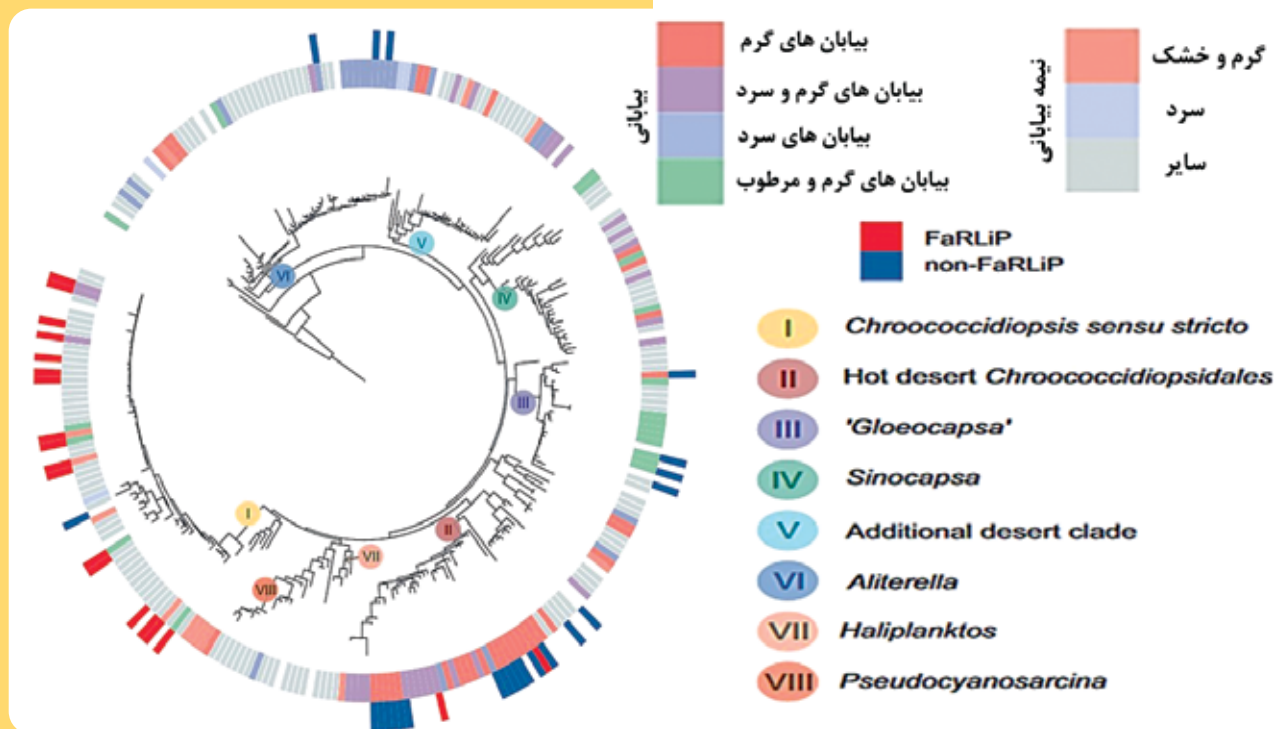
۳۵ درصد بود، در حالی که این رقم، در بیابان‌های توندرا تبت و قطب شمال، تقریباً به ۵۰ درصد افزایش یافت. در نمونه قطب جنوب، سیانوباکتری‌ها بیش از ۷۰ درصد گونه‌ها را تشکیل داده بودند (Antonaru et al., 2023).

داده است، فراوانی سیانوباکتری‌ها در بیابان‌های سرد، بیشتر از بیابان‌های گرم است، اما در بیابان‌های گرم، علی‌رغم کم بودن فراوانی، گسترش تک‌گونه‌های شناسایی شده بیشتر است. به‌عنوان مثال، در صحرای تاکلیماکان، فراوانی سیانوباکتری‌ها،

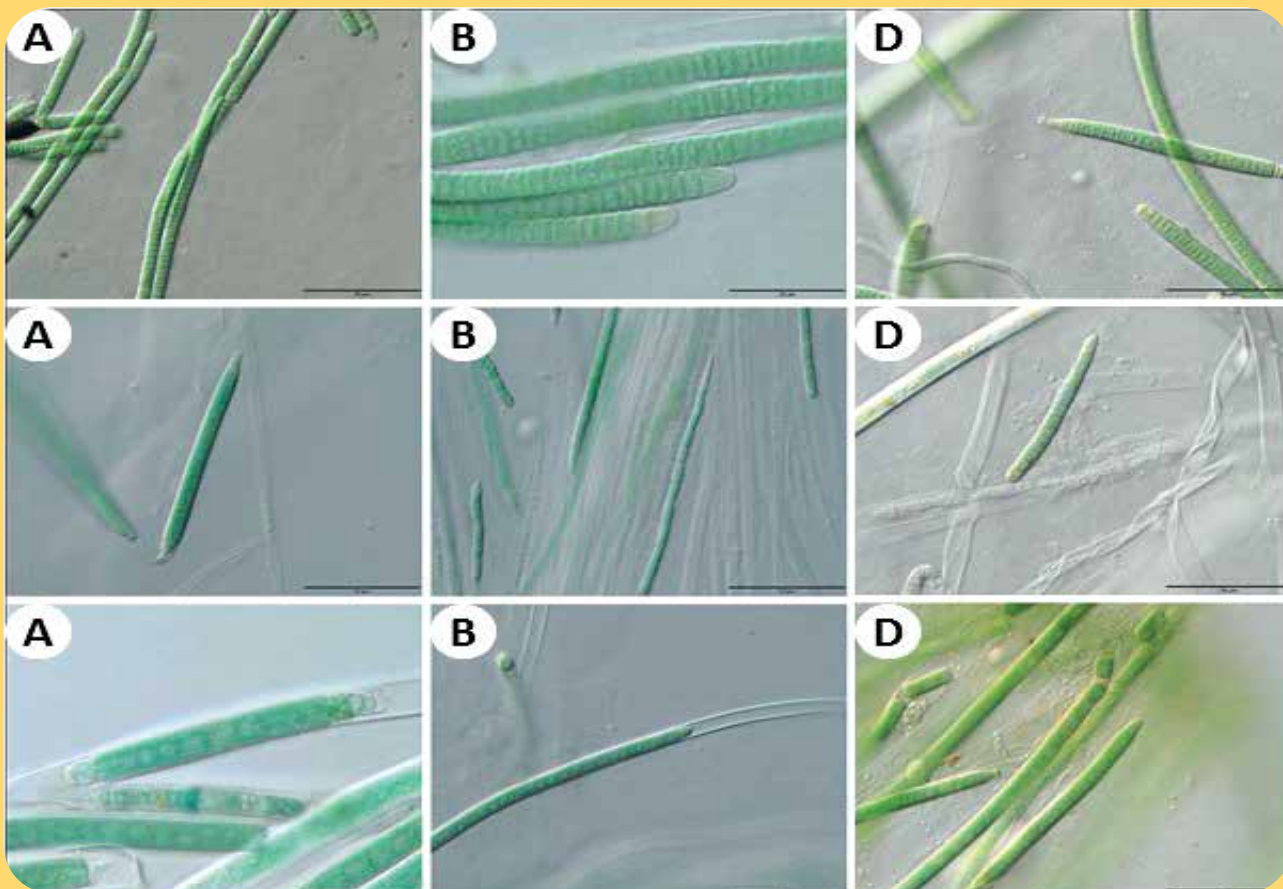


گونه‌های *Microcoleus sp.*، *Scytonema sp.*، *Phormidium sp.*، *Trichocoleu sp.*، *Leptolyngbya ohadii* و *Tychonema sp.*، به‌طور گسترده در بیابان‌ها گزارش شده‌اند (Zhang et al., Hagemann et al., 2015؛ Etemadi Khah et al., 2017). در اکوسیستم‌های استیپی و خشک معتدل، پوسته‌های سیانوباکتری، همگی ترکیبی از راسته‌های *Syn-Nostocales*، *Oscillatoriales*، *Microcoleus vaginatus*، *Leptolyngbya sp.*، *Scytonema sp.*، *Nostoc commune* (Budel et al., 2018) و *cero-Ramos et al.*، 2019). در کوه‌های شمال شرقی اروپا، سیانوباکتری‌ها معمولاً از *Phormidium sp.*، *Leptolyngbya sp.* و *Nostoc sp.* تشکیل شده‌اند (Gaysina et al., 2018). جمعیت اصلی سیانوباکترهای ساوانای استوایی برزیل شامل گونه‌های *Leptolyngbya sp.*، *Nostoc sp.*، *Microcoleus sp.* و *Porphyrosiphon* هستند (Machado de Lima et al., 2019). در محیط‌های قطبی سرد، *Chroococcales*، *Pseudanabaenales* و *Oscillatoriales* گروه‌های اصلی تشکیل‌دهنده سیانوباکتری هستند، اما فاقد جنس‌هایی مانند *Hassallia* و *Oculatella* هستند، این سیانوباکتری‌ها در مناطق معتدل و گرمسیری و جایی که رطوبت زیاد است، وجود دارند و معمولاً با گونه‌های *Nostoc sp.* ضخیم‌تر پوشیده شده‌اند (Pushkareva et al., 2016).

سیانوباکتری‌های مقاوم به خشکی، اشعه UV و نوسانات شدید دمایی است که به‌طور گسترده هم در بیابان‌های سرد و هم در بیابان‌های گرم گسترش دارد. گونه‌های *Chroococcidiopsis*، همچنین دارای زندگی در حفره‌های موجود در صخره‌ها هستند و در برخی مناطق خیلی خشک تا زمانی که آب لازم جهت فعال‌شدن در دسترس باشد، قادرند وارد مرحله کمون (Dorman-cy state) شوند که به این پدیده، *Anhydrobiosis* (زندگی بدون آب) گویند. ژنوم این میکروارگانیسم، زمانی که در معرض دوزهای بالای اشعه X قرار می‌گیرد، شروع به قطعه‌قطعه‌شدن می‌کند و پس از ترمیم دوباره، سرهم‌بندی می‌شوند. علاوه بر این، به دلیل اینکه این باکتری، تنها سیانوباکتری مقاوم به خشکی و مناسب جهت دست‌ورزی‌های ژنتیکی است، آنالیز مولکولی مقاومت به خشکی و اشعه‌های زیان‌آور، می‌تواند منجر به تولید سویه‌های مقاوم‌تر در برابر شرایط محیطی نامساعد شود. در شکل ۲، پراکنش جنس *Chroococcidiopsis* در بیابان‌های سرد و گرم نشان داده شده است (Antonaru et al., 2023).



شکل ۲- پراکنش *Chroococcidiopsis* در بیابان‌های سرد و گرم گونه‌های شناسایی شده به روش FaRLiP و غیر FaRLiP (Antonaru et al., 2023)



۳- گونه‌های سیانوباکتری شناسایی شده از دشت سگزی، اصفهان.

A: *Oscillatoria* sp.- B: *Coleofasciculus cthenoplast*- C: *Microcoleus vaginatus* (Kashi Zenouzi et al., 2022)

با pH خنثی یا قلیایی ضعیف غالب هستند و در خاک‌های اسیدی کمتر یافت می‌شوند.

این میکروارگانیسم‌ها، دارای مکانیسم‌های متنوعی جهت مقابله با این شرایط نامساعد هستند که به‌طور خلاصه شامل موارد زیر هستند:

الف) تولید املاح سازگار (Compatible solutes)

سیانوباکتری‌ها قادر به انباشته کردن ترهالوزها (Trehalose) در درون سلول‌های خود هستند که به‌عنوان مواد سازگار در شرایط تنش خشکی عمل و به حفظ پایداری غشاء سلول آنها کمک می‌کنند. سیانوباکتری *Microcoleus chthonoplastes*، یک گونه رشته‌ای است که معمولاً در کف نواحی با آب شور یافت می‌شود و می‌تواند تا غلظت حداکثر ۲۰۰ گرم بر لیتر نمک را تحمل کند (Rossi et al., 2022). همچنین، گلوکوزیل گلیسرول به فراوانی در گونه‌های نمک‌دوست *Spirulina sp.* به‌خصوص *Spirulina platensis* یافت می‌شود. تری‌متیل‌گلايسين، توسط سیانوباکتری‌های مختلفی تولید شده و درون سلول انباشته می‌شود. از جمله این سیانوباکتری‌ها عبارتند از:

Aphanothece (halothece), *Halospirulina sp.*, *Dactylococcopsis sp.*, *Lyngbya sp.*, *Phormidium sp.* و *Plectonema sp.*

یکی دیگر از املاح سازگار یافت‌شده در سیانوباکتری‌های

سیانوباکتری‌های خاک‌زی شناسایی شده در مهم‌ترین بیابان‌های جهان در جدول‌های ۱ و ۲ ارائه شده‌اند. در ایران، علاوه بر دشت کویر، پژوهش‌هایی توسط تعداد معدودی از پژوهشگران در برخی نقاط بیابانی به‌طور پراکنده انجام شده است و سیانوباکتری‌های خاک‌زی بیابانی شناسایی شده‌اند. Kashi Zenouzi و همکاران (۲۰۲۲) گونه‌های *Oscillatoria sp.* و *Microcoleus vaginatus* را از راسته *Oscillatoriales* در دشت سگزی اصفهان شناسایی کردند (شکل ۳). Asadzadeh (۲۰۱۹) دو گونه *Oscillatoria sp.* و *Nostoc sp.* را روی ماسه‌های خشک اطراف دریاچه ارومیه شناسایی نموده‌اند. در مجموع، در ایران گونه‌های آبی، بیشتر از گونه‌های خاک‌زی، شناسایی و مطالعه شده‌اند. به‌عنوان مثال، Kheirfam و همکاران (۲۰۱۵)، گونه‌های *Oscillatoria sp.*، *Lyngbya sp.*، *Phormidium sp.* و *Aphanothece sp.* را روی خاک‌های فرسایش‌یافته حواشی جاده مرزن‌آباد- کندلوس شناسایی کرده‌اند.

اکولوژی و سازگاری سیانوباکتری‌ها در شرایط نامساعد محیطی

سیانوباکتری‌های ساکن بیابان، علاوه بر خشکی و دمای بالا، در معرض نور شدید و شوری بالا قرار دارند. سیانوباکتری‌ها در خاک‌های فقیر



اشعه ماوراء بنفش، رنگدانه‌های جذب‌کننده UV هستند که موجب محافظت از آنها می‌شوند. جنس‌های *Scytonema sp.*, *Nostoc sp.* و *Calothrix sp.*، رنگدانه سیتونین تولید می‌کنند و آن را در غلاف خارجی خود، که اغلب از جنس مواد آگروپلی ساکاریدی هستند، ذخیره می‌کنند. بعضی دیگر از انواع سیانوباکتری‌ها، جهت خنثی کردن اثرات UV، اسیدآمین‌های شبه میکواسپورین تولید می‌کنند. همچنین، سیانوباکتری‌ها از جمله جنس *Microcoleus sp.* در شرایط تنش خشکی و اشعه UV، غلاف‌های پلی ساکاریدی حجیم، در اطراف رشته‌های سلولی ایجاد می‌کنند (Mugnai et al., 2018).

همچنین، سیانوباکتری‌ها برای مقابله با تنش‌های محیطی از جمله خشکی، شدت نور و دمای زیاد، به لایه‌های عمیق تر خاک مهاجرت می‌کنند و معمولاً به اندازه ۵-۲۰ سانتی‌متر از خاک سطحی فاصله می‌گیرند. لیکن به دلیل ماهیت اتوتروف بودن، خیلی به عمق خاک مهاجرت نمی‌کنند. زیرا برای انجام فتوسنتز نیاز به نور و اکسیژن کافی دارند. مهاجرت به لایه‌های عمیق تر خاک، بستگی به بافت خاک و میزان خلل و فرج بین ذرات خاک دارد (Rossi et al., 2017). البته، بیشترین دلیل مهاجرت سیانوباکتری‌ها، دوری از گرما و تبخیر سطحی، همچنین دسترسی به رطوبت بیشتر در لایه‌های عمیق است. از مهم‌ترین گونه‌های مهاجر، می‌توان به *Microcoleus vaginatus* اشاره کرد (Garcia-Pichel, 2001).

همزیستی در سیانوباکتری‌ها

الف) همزیستی سیانوباکتری‌ها و گل‌سنگ‌ها
همزیستی سیانوباکتری‌ها با گل‌سنگ‌ها، مهم‌ترین نمونه همزیستی بین پروکاریوت‌ها و یوکاریوت‌هاست. سیانوباکتری‌ها قادرند با بخش عظیمی از قارچ‌های تشکیل‌دهنده گل‌سنگ، سیانوگل‌سنگ‌ها را تشکیل دهند. براساس دسته‌بندی‌های تاکسونومیک، ۱۵-۱۸ رده از قارچ‌های آسکومیکوتا، حاوی جنس‌های تشکیل‌دهنده گل‌سنگ هستند. بعضی از قارچ‌های آسک میست تشکیل‌دهنده سیانوگل‌سنگ، عبارتند از:

Placopsis sp., *Plectocarpon sp.*, *Biciliopsis sp.*, *Hemigrapha sp.*, *Arthonia sp.*, *Obryzum sp.*, *Pyrenidium sp.*, *Lichenopeltella sp.*, *Myxophora sp.* و *Pyrenothrix sp.*

از بین قارچ‌های زیگومیست (Zygomycetes)، تنها دو جنس *Geo-* *siphon sp.* و *Winfrenatia sp.* به ترتیب با *Nostoc sp.* و *Chroo-* *coccidiopsis* همزیستی دارند. جنس *Geosiphon sp.* از قارچ‌های *Coenocytic sp.* (قارچ‌های دارای سلول‌های هیف چند هسته‌ای) است که میسلیم‌های آن در سطح خاک‌های غنی و مرطوب انتشار می‌یابد. این قارچ، اسپوره‌های بزرگ و کدر تولید می‌کند که به راحتی قابل جداسازی از خاک هستند. همچنین، قارچ‌های بازیدیومسیت‌های (Basidiomycetes) مهم همزیست با سیانوباکتری‌ها، عبارتند از: *Omphalina sp.* (همزیستی با *Peltigera sp.*)، *Rickenella sp.*

نمک دوست، دی‌متیل سولفونیوپروپیونات (-Dimethyl DMSP: ylsulfoniopropionate) است که در جنس‌های *Microcoleus sp.*, *Synechocystis sp.*, *Lyngbya sp.*, *Nostoc sp.* و *Anabaena sp.* یافت شده است (Etemadifar and Derik Vand, 2013). در بعضی گونه‌های *Halothece*، جداسازی شده از سنگ‌های نمکی در حوضچه‌های نمکی تبخیر شده، دو ترکیب اسیدآمین شبه میکواسپورین جذب‌کننده اشعه ماوراء بنفش (UV: Ultra Violet) تولید می‌شود که غلظت سلولی این مواد گاهی به ۰/۱ مولار می‌رسد و در مقاومت نسبت به غلظت‌های بالای نمک نیز نقش دارند. گونه‌های ساکن آب‌های با غلظت نمک کم، معمولاً از دی ساکاریدها استفاده می‌کنند و گونه‌های ساکن آب‌های اقیانوسی که دارای غلظت نمک متوسط هستند، معمولاً حاوی گلوکوزیل گلیسرول هستند (Etemadifar and derik Vand, 2013).

پلی ساکاریدهای خارج سلولی (EPSs: Extracellular polymeric substances)

پلی ساکاریدها، ابرمولکول‌های پلیمری با محتوای ارگانیک بالا و معمولاً رنگ‌دانه‌ای هستند که توسط سیانوباکتری‌ها، طی فرایند متابولیسم آنها تولید می‌شوند. پلی ساکاریدها، سطح سلول را احاطه می‌کنند و سبب افزایش چسبندگی سلول‌ها می‌شوند. در نتیجه از سلول در برابر شرایط سخت محافظت می‌کنند، منبع کربن برای آنها هستند و در تأمین انرژی و رطوبت در شرایط بحرانی و مقاومت در برابر اشعه ماوراء بنفش، نقش اساسی دارد (Rossi, 2017).

ماتریس EPS با توجه به ویژگی حساسیت برشی آنها، دسته‌بندی می‌شود. بنابراین، با توجه به این ویژگی، پلی ساکاریدها (EPS)، شامل سه دسته هستند: به صورت محلول (S-EPS)، با باندهای ضعیف (LB-EPS) و دارای باند محکم (TB-EPS) که نشان‌دهنده میزان چسبندگی سلول است (Xiao et al., 2018).

S-EPS، در فاز مایع، به خوبی حل و توزیع می‌شود و LB-EPS با باندهای ضعیف کمی نامحلول است و محیط را متخلخل می‌کند و TB-EPS هم در داخل سلول و هم در قسمت خارج سلول، در فاز مایع گسترش می‌یابد و سبب استحکام مکانیکی سلول می‌شود. کلنی‌های سیانوباکتری با محتوای بالای TB EPS در برابر هیدرولیز مقاومت می‌کند و به سختی تجزیه می‌شوند (Guangyin and You, 2017).

ج) اکینت

سیانوباکتری‌های جنس‌های *Nostoc sp.*, *Anabaena sp.* و *Scytonema sp.*، به هنگام کمبود آب قابل دسترس، ساختارهایی با دیواره ضخیم تولید می‌کنند و سلول به حالت خوابیده در می‌آید و به هنگام جذب رطوبت، دوباره جوانه می‌زند و مرحله رویشی را آغاز می‌کند (Etemadifar and Derik Vand, 2013).

د) مقاومت در برابر اشعه ماوراء بنفش

ساختار سلولی سیانوباکتری‌ها، در برابر اشعه ماوراء بنفش، دگرگون و پیکر میکروارگانیزم تخریب می‌شود. سیانوباکتری‌ها برای مقابله با

na-Azollae، بخش پروکاریوتی (*Anabaena*) درون حفره‌های موجود در برگ‌های سرخس *Azollae* قرار می‌گیرد و نیتروژن موردنیاز میزبان را تأمین می‌کند و در عوض، کربن تثبیت‌شده را از میزبان یوکاریوتی دریافت می‌کند. این رابطه همزیستی، موجب رشد سریع و تکثیر بیشتر سرخس تحت شرایط مساعد محیطی می‌شود، اما به علت حساسیت بالای این همزیستی نسبت به دماهای بالا و پایین و نیز نیاز سفر بالا، استفاده از این سیستم همزیستی محدود است (Etemadifar and Derik Vand, 2013).

عوامل مؤثر در تلقیح سیانوباکتری‌ها، در خاک‌های بیابانی

در ایران، پژوهش‌های معدودی از تلقیح موفق سیانوباکتری‌ها گزارش شده که آن هم در شرایط کنترل‌شده آزمایشگاهی بوده است، در ادامه به اهم یافته‌های آنان اشاره می‌شود. در عرصه مطالعاتی نیز، عملیات تلقیح سیانوباکتری‌ها به منظور تثبیت ماسه‌های روان انجام نشده است.

برای این منظور، ترجیحاً باید از گونه‌های بومی همان بیابان استفاده شود. اما از آنجایی که استخراج، شناسایی و غربالگری سیانوباکتری بسیار زمان‌بر و هزینه‌بر است، بیشتر پژوهشگران از گونه‌های موجود در بانک اطلاعات ژنی استفاده کرده‌اند. از جمله *Fattahi* و همکاران (۲۰۲۰)، دو گونه از سیانوباکتری‌ها شامل *Microcoleus vaginatus* و *Nostoc sp.* را به صورت جداگانه روی ماسه‌های بادی، تلقیح و مشاهده کردند، تلقیح سیانوباکتری‌ها، تأثیر بسزایی در کاهش بادرده‌گی ماسه‌های روان حتی در سرعت‌های بالای ۲۰ متر بر ثانیه داشته است. همان‌طور که نمودار بادرده‌گی ماسه نشان می‌دهد (شکل ۴)، گونه *M. vaginatus* عملکرد بهتری نسبت به *Nostoc sp.* داشته است. همچنین، کاهش بادرده‌گی ذرات خاک بالای ۱۰۰ میکرون، بیشتر از ذرات ریزتر بوده است.

Zenouzi و همکاران (۲۰۲۲)، پس از جداسازی و غربالگری سیانوباکتری‌های بومی دشت سگری براساس مدت زمان قرارگرفتن در معرض اشعه UV، دو گونه از سیانوباکتری‌ها شامل *Microcoleus vaginatus* و *Coleofasciculus thenoplastus* را روی خاک تلقیح کردند. سیانوباکتری‌ها، از خاک‌های زیر پوشش پوسته‌های زیستی با غالبیت گل‌سنگ استخراج شده بودند.

طبق مطالعات *Miralles* و همکاران (۲۰۲۰)، سیانوباکتری‌های جداسازی شده از خاک زیر پوشش پوسته‌های زیستی با غالبیت

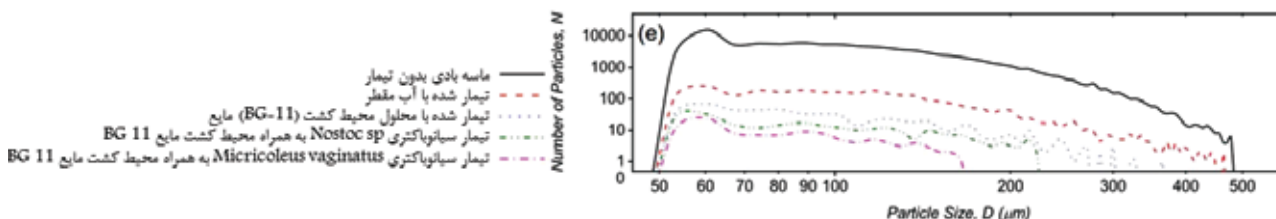
(همزیستی با *Nostoc sp.*)، *Acantholichen sp.* و *Dictyonema sp.* (همزیستی با *Scytonema sp.*) (Miralles et al., 2020).

(ب) همزیستی سیانوباکتری‌ها و دیاتوم‌ها دیاتوم‌های فاقد سیانوباکتری در مناطق بسیار گسترده یافت می‌شوند ولی دیاتوم‌های حاوی سیانوباکتری، تنها در مکان‌هایی که شرایط محیطی از قبیل دما، نور، اکسیژن و ... مهیا باشد دیده می‌شوند. تا چند دهه اخیر، تنها رابطه همزیستی شناخته‌شده بین دیاتوم‌ها و سیانوباکتری‌های تک‌سلولی، رابطه بین سیانوباکتری‌های کوکسوئیدی و دیاتوم‌های *Rhopalodia gibba* و *Epithemia turgida* بود.

در سال ۲۰۰۰، یک رابطه همزیستی جدید بین سیانوباکتری‌های تک‌سلولی و دیاتوم *Climacodium frauenfeldianum* گزارش شد و از طریق میکروسکوپ فلورسنس مشخص شد، اجسام درون سلولی در این دیاتوم، سیانوباکتری‌های از جنس *Cyanoth-ece sp.* هستند. سیانوباکتری‌های موجود در *R. gibba* و *E. tur-gida* و *C. frauenfeldianum*، همگی دارای گرانول‌های نشاسته هستند، اما شباهت بین این سیانوباکتری‌ها که در دیاتوم‌های مختلف همزیست هستند، باید از طریق بررسی‌های ژنتیکی مشخص شوند. نکته جالب توجه آن است، اگرچه توالی‌های ژن نیتروژناز و وجود این آنزیم در سیانوباکتری‌های تک‌سلولی همزیست با دیاتوم‌ها مشاهده نشده، اما اثبات شده است، کاهش میزان نیتروژن محیط، موجب افزایش تعداد سیانوباکتری‌ها در دیاتوم می‌شود و می‌توان نتیجه گرفت، این باکتری‌ها احتمالاً مسئول تأمین نیتروژن موردنیاز دیاتوم‌ها هستند.

هتروسیست‌های سلول‌های تغییر یافته، مسئول تثبیت نیتروژن هستند و سیانوباکتری‌ها تنها باکتری‌های تولیدکننده هتروسیست هستند. تاکنون دو گونه سیانوباکتری تولیدکننده هتروسیست در ارتباط با دیاتوم‌ها شناسایی شده‌اند: *Calothrix rhizosolenia* و *Riche-lia intacellularis* که معمولاً در آب‌های مناطق گرمسیری دیده می‌شوند. همزیستی بین *R. intacellularis* با دیاتوم‌های جنس‌های *Chaetoceros sp.*، *Rhizosolenia sp.*، *Hemiaulus sp.* گزارش شده است (Etemadifar and Derik Vand, 2013).

(ج) همزیستی با سرخس آبی آزولا این همزیستی به دلیل پتانسیل حاصلخیز کردن زیستی، همچنین مکمل غذایی حیوانات، دارای اهمیت است و به علت تثبیت نیتروژن، محتوای پروتئینی بالا، مهار علف‌های هرز و ممانعت از تبخیر NH_3 ،



شکل ۴- مقایسه Mass flux ماسه‌های روان، قبل و پس از تلقیح سیانوباکتری در سرعت ۲۵ متر بر ثانیه (Fattahi et al., 2020)



شکل ۵- مقایسه سرعت آستانه فرسایش بادی در کلاس‌های مختلف بافت خاک، قبل و بعد از تیمار با سیانوباکتری (Kashi) (Zenouzi et al., 2022)

از جمله *Microcoleus vaginatus* غلظت NaCl را تا ۷۰۰ (mmol.L-1) تحمل می‌کند (Chen et al., 2006). اسیدیته خاک نیز یکی دیگر از عوامل خاک‌شناسی مؤثر در تلقیح موفق سیانوباکتری‌هاست. سیانوباکتری در خاک‌های با اسیدیته ۷/۵ تا ۱۰ رشد بهینه دارد (Li et al., 2020). گونه‌های دیازوتروف (گونه‌های تثبیت‌کننده ازت)، در خاک‌های قلیایی با غلظت بالای پتاسیم، کلتی‌های موفق تشکیل می‌دهند (Pandey et al., 2005).

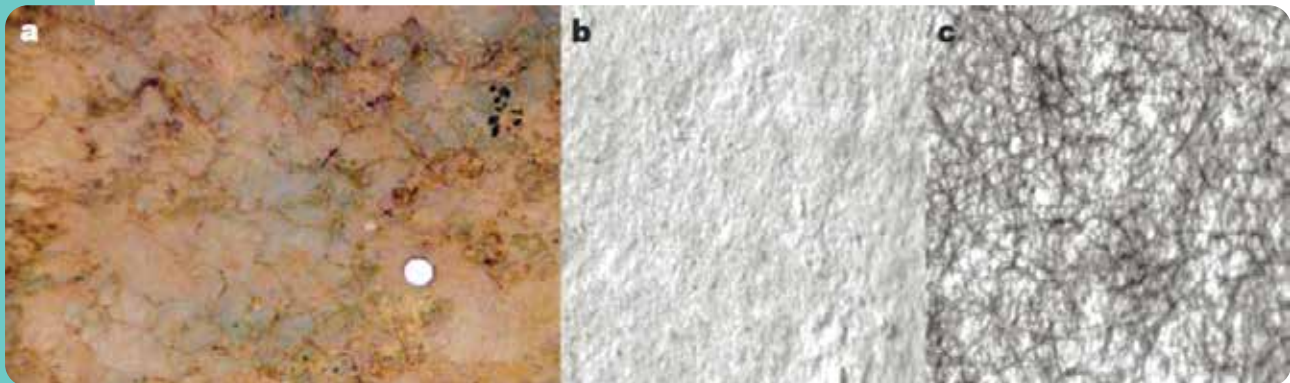
ب) ویژگی‌های خاک بستر

توزیع اندازه ذرات خاک بستر، نقش کلیدی در تشکیل کلتی‌های سیانوباکتریایی دارد (Mugnai et al., 2020). طی تحقیقات بسیاری اثبات شده است، سیانوباکتری‌ها روی ذرات ماسه با اندازه ۷۵ تا ۱۲۰ میکرومتر، به راحتی مستقر می‌شوند و توسعه می‌یابند (Garcia-Pichel and Wojciechowski, 2009). به خصوص جنس‌های Mi-Hydroco- و crocoleus، Schizothrix، Lygnbya

سیانوباکتریایی دارند. گونه‌های سیانوباکتری، به خوبی روی ماسه‌های بادی مستقر و تکثیر شدند. آزمایش‌ها نشان داد، تشکیل پوسته‌های سیانوباکتری، مقاومت برشی خاک را ۰/۵ (kg.cm-2) افزایش و میزان بادبردگی را کاهش داده‌اند. چنانکه در شکل ۵ نشان داده شده است، تیمار با سیانوباکتری، بیشترین تأثیر را در خاک ماسه-لوم داشته است و، سرعت آستانه فرسایش بادی را به اندازه تقریباً ۲ متر بر ثانیه افزایش داده است. در مجموع، عوامل مؤثر بر تلقیح موفق سیانوباکتری‌ها، به شرح زیر است:

الف) شوری و اسیدیته خاک

سیانوباکتری‌ها نسبت به شوری خاک مقاوم هستند و حتی باعث کاهش شوری خاک می‌شوند (Kakeh et al., 2020) ولی اگر غلظت آنیون‌ها و کاتیون‌های خاک خیلی زیاد باشد، به دلیل ایجاد فشار اسمزی، آب قابل دسترس برای سیانوباکتری‌ها، کاهش می‌یابد و همین موضوع، حیات آنها را به مخاطره می‌اندازد (Pade and Hagenmann, 2014). برخی گونه‌های خاک‌زی بیابانی



شکل ۶- پوسته‌های زیستی سیانوباکتریایی، قبل و بعد از رطوبت‌رسانی به خاک: a: سبز شدن سطح خاک بعد از ۲۰ دقیقه آبیاری دستی، b: بزرگنمایی خاک سطحی قبل از آبیاری و در حالت کاملاً خشک، c: بزرگنمایی خاک سطحی بعد از آبیاری و فعال شدن سیانوباکتری‌ها (Garcia-Pichel and Pringuat, 2023)

leum که از گونه‌های شناسایی شده در مناطق بیابانی هستند و روی ماسه‌های بادی گسترش می‌یابند (Garcia-Pichel and Wojciechowski, 2009). به‌طور کلی، خاکی که تا حدود ۸۰ درصد ماسه و ۲۰ درصد سیلت و رس داشته باشد، خاک مناسب برای استقرار سیانوباکتری‌هاست (Chamizo et al., 2018).

ج) آب قابل دسترس در محیط

هرچند که سیانوباکتری‌ها، مکانیسم‌های گوناگونی برای مقابله با خشکی محیط دارند، فقدان آب قابل دسترس بیشتر از آستانه تحمل آنها، منجر به عدم استقرار موفقیت‌آمیز سیانوباکتری‌ها خواهد شد (Rossi et al., 2022). نتایج تحقیقات قبلی نشان داده است، آب قابل دسترس برای زنده‌مانی سیانوباکتری‌ها، ۴۰ تا ۸۰ درصد ظرفیت زراعی است (Bu et al., 2014). البته سیانوباکتری‌های شناسایی شده در خاک‌های بیابانی از جمله *Scytonema hydalinum*، *Leptolyngbia ohadii*، *Nostoc commune* و *Microcoleus vaginatus* در مناطق با بارش ۱۸۰-۱۳۰ میلی‌متر در سال گسترش یافته‌اند (Roman et al., 2021).

د) بیومس سیانوباکتری

مقدار بیومس سیانوباکتری که برای تلقیح روی ماسه‌های بیابان استفاده می‌شود، بستگی به توزیع اندازه ذرات و حجم منفذی بستر کشت دارد و اگر کمتر از آن مقدار باشد، گونه سیانوباکتری استقرار موفقیت‌آمیزی نخواهد داشت. Mugnai و همکاران (۲۰۲۰)، وقتی که بیومس سیانوباکتری *Leptolyngbia Ohadii* را از ۰/۱۵ میلی‌گرم وزن خشک بر مترمربع به ۰/۷۵ میلی‌گرم وزن خشک بر مترمربع افزایش دادند، مشاهده کردند، گونه سیانوباکتری، به‌راحتی روی ماسه‌های بادی با اندازه ۰/۶-۰/۳ میلی‌متر، تشکیل کلنی‌های سبز رنگ داده است. همان محققان، وقتی *Leptolyngbia Ohadii* را روی ماسه‌های درشت‌تر با اندازه ذرات ۱/۲-۰/۸ میلی‌متر منتقل کردند، مقدار بیومس سیانوباکتری را به ۴/۵ گرم وزن خشک بر مترمربع افزایش دادند.

ه) دمای محیط

سیانوباکتری‌ها، در محیط با دمای بسیار بالا، همچنین محیط با دمای بسیار پایین سازگاری دارند. همان‌طور که قبلاً اشاره شد، هم در بیابان‌های گرم و هم در بیابان‌های سرد، گسترش یافته‌اند، اما آنچه که بدان حساسیت زیاد دارند، اختلاف بسیار زیاد بین دمای شب و روز یا تابستان و زمستان است. در حقیقت سیانوباکتری‌ها به نوسانات دمایی، حساسیت دارند و گونه‌های مختلف نسبت به این نوسانات، حد قابل تحمل ویژه دارند (Rossi et al., 2022).

و) شدت نور

از آنجایی که سیانوباکتری‌ها، جزو میکروارگانیسم‌های اتوتروف هستند و برای انجام فتوسنتز نیاز به نور دارند، در افق A و در لایه

خاک سطحی رشد می‌کنند، اما همانند گیاهان سبز، شدت نور زیاد برای انجام فتوسنتز توسط سیانوباکتری‌ها، نتیجه معکوس دارد و منجر به کاهش شدت فتوسنتز می‌شود.

سیانوباکتری‌ها، برای مقابله با اثرات شدید نور، از انواع مکانیسم‌ها، از جمله تشکیل غلاف آگزوپلی‌ساکارییدی، مهاجرت به لایه‌های عمیق‌تر، تولید اسید آمینه‌های شبه میکواسپورین (MAASS)، سیتونمین و کارتنوئیدها برخوردار هستند.

در تحقیقات انجام شده قبلی در آزمایش‌های تلقیح سیانوباکتری‌ها، از شدت نور بین ۷ تا ۱۰۰ $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ استفاده شده است (Rossi et al., 2022). Mugnai و همکاران (۲۰۲۰) برای تلقیح سیانوباکتری *L. Ohadii*، شدت نور ۴۵ $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ در نظر گرفتند، در حالی که در زیستگاه اصلی این گونه در صحرای Negev، شدت نوری ۵۰ $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ بوده است. محققان، مقاومت به اشعه UVB چند گونه از سیانوباکتری‌ها را به‌طور اختصاصی بررسی و توان سازگاری آنها را به‌صورت زیر رتبه‌بندی کرده‌اند (Rossi et al., 2020):

Phormidium tenue > *Scytonema javanicum* > *Nostoc sp.* > *Microcoleus vaginatus*

نتیجه‌گیری و پیشنهادها

سیانوباکتری‌ها از نظر سازگاری بالا با شرایط محیط‌زیست، به‌طور گسترده در بیابان‌های جهان یافت می‌شوند. علی‌رغم اینکه اراضی بیابانی، بیشتر مساحت ایران را تشکیل داده‌اند، شناسایی سیانوباکتری‌ها تنها در چندین سایت مطالعاتی از پارک ملی خیر (بخشی از دشت کویر) انجام شده است.

متأسفانه، بررسی تنوع زیستی سیانوباکتری‌ها، در بخش وسیعی از بیابان‌های ایران هنوز انجام نشده است و اطلاعات دقیقی از تنوع گونه‌های سیانوباکتری‌های خاک‌زی، به‌خصوص گونه‌های بیابانی در دست نیست. بنابراین، تا زمانی که بانک اطلاعاتی منسجم از گونه‌های بومی و رفتارهای فیزیولوژیکی آنها در همه نواحی بیابانی کشور موجود نباشد، نمی‌توان گونه‌های مناسب برای عملیات احیای بیابان پیشنهاد کرد.

امروزه در اغلب کشورهای جهان که با خشک‌سالی و فرسایش بادی دست به‌گریبان هستند، استفاده از روش‌های بیولوژیکی که بتوانند به‌صورت توأم رطوبت خاک، ترسیب کربن و نیتروژن را افزایش دهند و از طرف دیگر پایداری خاکدانه و ساختمان خاک را اصلاح نمایند، بسیار مورد توجه قرار گرفته است. در ایران، تعداد اندکی از محققان، عملیات تلقیح سیانوباکتری‌ها را روی خاک‌های بیابانی با موفقیت انجام داده‌اند. عمده‌ترین دلیل امر، کمبود امکانات و بودجه کافی، فقدان دانش و تجربه موردنیاز و ناهماهنگی پژوهشگران در رشته‌های علوم مختلف است. تلقیح موفق سیانوباکتری‌ها، به‌خصوص در عرصه‌های بیابانی، مستلزم کار گروهی و هماهنگی بسیار نزدیک محققان در علوم بیوتکنولوژی، خاک‌شناسی، اقلیم‌شناسی، هیدرولوژی و گیاه‌شناسی است، اما آنچه مسلم است، روش شناختی تلقیح، جنبه‌های تحلیل درجه



- Bhatnagar, A., Makandar, M. B., Garg, M. K. and Bhatnagar, M., 2008. Community structure and diversity of cyanobacteria and green algae in the soils of Thar Desert (India). *Journal of Arid Environment*, 72: 73-83. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.05.007>
- Billi, D., Baque, M., Verseux, C., Rothschild, L. and De Vera, J. P., 2017. "Desert Cyanobacteria: Potential for Space and Earth Applications." 133-145 In: *Adaption of Microbial Life to Environmental Extremes*. Stan-Lotter, H. and Fendrihan, H. (eds.), Springer International Publishing AG 2017. DOI: 10.1007/978-3-319-48327-6_6
- Bu, C., Wu, S., Yang, Y., Zheng, M. and Neilan, B., 2014. Identification of factors influencing the restoration of cyanobacteria-dominated biological soil crusts. *PLoS ONE* 9 (3), e90049. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090049>.
- Büdel, B., Williams, W. J. and Reichenberger, H., 2018. Annual net primary productivity of a cyanobacteria-dominated biological soil crust in the Gulf Savannah, Queensland. *Aust. Biogeosci.* 15, 491-505. doi: 10.5194/bg-15-491-2018
- Cano-Diaz, C., Mateo, P., Muoz-Martín, M. A. and Maestre, F. T., 2018. Diversity of biocrust-forming cyanobacteria in a semiarid gypsiferous site from Central Spain. *Journal of Arid Environment*, 151: 83-89. doi: 10.1016/j.jaridenv.2017.11.008
- Chamizo, S., Adessi, A., Mugnai, G., Simiani, A. and De Philippis, R., 2018. Soil type and cyanobacteria species influence the macromolecular and chemical characteristics of the polysaccharidic matrix in induced biocrusts. *Microb. Ecol.* 78 (2), 482-493. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1305-y>.
- Chen, L., Xie, Z., Hu, C., Li, D., Wang, G., Liu, Y., 2006a. Man-made desert algal crusts as affected by environmental factors in Inner Mongolia. China. *Journal of Arid Environment*, 67 (3): 521-527. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.02.018>
- Chilton, A. M., Nguyen, S. T. T., Nelson, T. M., Pearson, L. A. and Neilan, B. A., 2022. Climate dictates microbial community composition and diversity in Australian biological soil crusts (biocrusts). *Environmental Microbiology*, 24:5467-5482. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.16098>
- Couradeau, E., Giraldo-Silva, A., De Martini, F., Garcia-Pichel, F., 2019. Spatial segregation of the biological soil crust microbiome around its foundational cyanobacterium, *Microcoleus vaginatus*, and the formation of a nitrogen-fixing cyanosphere. *Microbiome*, 7(55):1-13. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0661-2>
- Davydov, D., 2018. Checklist of cyanobacteria from the European polar desert zone. *Botanica Lithuanica* 24(2):185-201. DOI: 10.2478/botlit-2018-0018
- Eldridge David J, R.S., Travers Samantha, K., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Ding, J., Havrilla, C., Rodriguez-Caballero, E., Barger, N., Weber, B., Antoninka, A., Belnap, J., Chaudhary, B., Faist, A., Ferrenberg, S., Huber-Sanwald, E., Issa, O.M. and Zhao, Y., 2020. The pervasive and multifaceted influence of biocrusts on water in the world's drylands. *Global Change Biology*, 26: 6003-6014.
- Etemadifar, Z. and Derik Vand, P., 2013. The biology of cyanobacteria. University of Isfahan, 237p.
- Etemadi-Khah, A., Pourbabaie, A., Alikhani, H. and Noroozi, M., 2017. Isolation and identification of cyanobacteria from Kavir National Park hypersaline soils. *Iranian Journal of Soil and Water Research*, 48(3): 625-637. DOI:

موفقیت یا عدم موفقیت فرایند تلقیح و بر خورداری از دانش کافی مربوط به کنترل عوامل زیست محیطی زنده و غیرزنده، که بر تلقیح سیانوباکتری‌ها اثرگذار هستند، از اهم مسائل برای تلقیح موثر سیانوباکتری‌ها هستند.

گونه‌های مختلف سیانوباکتری‌ها، دامنه برداری متفاوتی دارند که آن نیز بسته به شرایط محیطی متفاوت خواهد بود. شناسایی و غربالگری سیانوباکتری‌ها، بر اساس رفتارهای فیزیولوژیکی و شرایط اکولوژیکی حاکم بر زیستگاه این میکروارگانیسم‌ها، یکی از جنبه‌های تحقیقاتی بسیار پیچیده‌ای است که هنوز هم ناشناخته باقی مانده است. تغییرات بستر تلقیح نیز همواره باید پایش شوند تا دامنه اثرات سیانوباکتری‌ها بر خاک و برعکس مشخص شوند. *Phor- midium sp., Nostoc sp., Microcoleus vaginatus* و جنس *Chroococcidiopsis*، از سیانوباکتری‌های غالب شناسایی شده در بیابان‌های سرد و گرم جهان هستند. با توجه به اکولوژی حاکم بر اکوسیستم بیابان و از طرفی ویژگی‌های فیزیولوژیکی و سازگاری بالای آنها، بسیاری از پژوهشگران استفاده از سیانوباکتری‌ها را به‌عنوان یکی از روش‌های بیولوژیکی برای احیای خاک‌های تخریب‌یافته بیابانی، راهکاری مؤثر معرفی کرده‌اند. بنابراین، بررسی تنوع زیستی گونه سیانوباکتری بیابانی و استفاده از آنها برای تلقیح در خاک‌های تخریب‌یافته، یکی از مهم‌ترین چالش‌های پژوهشگران در سال‌های آینده خواهد بود.

منابع

- Adessi, A., Cruz de Carvalho, R., De Philippis, R., Branquinho, C. and Marques da Silva, J., 2018. Microbial extracellular polymeric substances improve water retention in dryland biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, 116:67-69. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.10.002>.
- Ahmadi, H., 2012. *Applied Geomorphology*. University of Tehran, 706p.
- Al-Sodany, Y. M., Issa, A. A., Kahil, A. A. and Ali, E. F., 2018. Diversity of Soil Cyanobacteria in Relation to Dominant Wild Plants and Edaphic Factors at Western Saudi Arabia. *Annual Research & Review in Biology*, 26(3): 1-14. <https://www.researchgate.net/publication/325061822>
- Al-Wathnani, H., Ara, I., Tahmaz, R. R. and Bakir, M. A., 2012. Antibacterial activities of the extracts of cyanobacteria and green algae isolated from desert soil in Riyadh, Kingdom of Saudi Arabia. *African Journal of Biotechnology*, 38: 9223-9229. <https://doi.org/10.5897/AJB11.3390>
- Alwathnani, H. and Johansen, J., 2011. Cyanobacteria in soils from a Mojave Desert ecosystem. *Monographs of the Western North American Naturalist*, 5(1):71-89. <https://doi.org/10.3398/042.005.0103>
- Andreeva, N.A., Melnikov, V.V. and Snarskaya, D.D., 2020. The role of cyanobacteria in marine ecosystems. *Russian Journal of Marine Biology*, 46: 154-165.
- Antonaru, L. A., Selinger, V. M., Jung, P., Di Stefano, G., Sanderson, N. D., Barker, L., Wilson, D. J., Budel, B., Canniffe, D. P., Billi, D. and Numberg, D. J., 2023. Common loss of far-red light photoacclimation in cyanobacteria from hot and cold deserts: a case study in the *Chroococcidiopsidales*. *Nature*, 9p. <https://doi.org/10.1038/s43705-023-00319-4>

- viewpoint of research. *Iran Natue*, 1 (1): 36-30. Doi: 10.22092/irn.2016.107527
- Lacap-Bulger, D. C., Lee, K., Archer, S., Gillman, L. N., Lau, M. C. Y., Leuzinger, S., Lee, C., Maki, T., McKey, C. P., Perrott, J. K., Rios- Murillo, A., Warren-Rhodes, K. A., Hopkins, D. M. and Pointing, S. B., 2017. Global diversity of desert hypolithic cyanobacteria. *Frontiers in Microbiology*, 14p. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00867>
- Li, J.-Y., Jin, X.-Y., Zhang, X.-C., Chen, L., Liu, J.-L., Zhang, H.-M., Zhang, X., Zhang, Y.- F., Zhao, J.-H., Ma, Z.-S. and Jin, D., 2020. Comparative metagenomics of two distinct biological soil crusts in the Tengger Desert, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 140:107637. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107637>
- Machado de Lima, N. M., Fernandes, V. M. C., Roush, D., Velasco Ayuso, S., Rigonato, J., Garcia-Pichel, F., 2019. The compositionally distinct cyanobacterial biocrusts from Brazilian savanna and their environmental drivers of community diversity. *Frontiers in Microbiology*, 10:2798. doi: 10.3389/fmicb.2019.02798
- Maya, Y., Lopez-Cortes, A. and Soeldner, A., 2002. Cyanobacterial microbiotic crusts in eroded soils of a tropical dry forest in the Baja California peninsula, Mexico. *Geomicrobiology Journal*, 19:505–518. <https://doi.org/10.1080/01490450290098469>.
- Mazard, S., Penesyan, A., Ostrowski, M., Paulsen, I. T. and Egan, S., 2016. Tiny microbes with a big impact: the role of cyanobacteria and their metabolites in shaping our future. *Marine Drugs* 14, 97. doi: 10.3390/md14050097
- Mehda, S., Munoz-Martin, M. A., Oustani, M., Hamdi-Aissa, B., Perona, E. and Mateo, P., 2021. Microenvironmental conditions derive the differential cyanobacterial community composition of biocrust from the Sahara Desert. *Microorganisms*, 9:1-27. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9030487>
- Miralles, I., Soria, R., Lucas-Borja, M.E., Soriano, M. and Ortega, R., 2020. Effect of Biocrusts on Bacterial Community Composition at Different Soil Depths in Mediterranean Semi-arid Ecosystems. *Science of The Total Environment*, 733:137613. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138613>
- Moghtaderi, A., Taghavi, M. and Rezaie, R., 2009. Cyanobacteria in Biological Soil Crust of Chadormalu Area, Bafo Region in Central Iran. *Pakistan Journal of Nutrition*, 8(7): 1083-1092. DOI: 10.3923/pjn.2009.1083.1092
- Mugnai, G., Rossi, F., Chamizo, S., Adessi, A. and De Philippis, R., 2020. The role of grain size and inoculum amount on biocrust formation by *Leptolyngbya ohadii*. *CATENA*, 184, 104248. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104248>
- Mugnai, G., Rossi, F., Martin Noah Linus Felde, V.J., Colesie, C., Büdel, B., Peth, S., Kaplan, A. and De Philippis, R., 2018. The potential of the cyanobacterium *Leptolyngbya ohadii* as inoculum for stabilizing bare sandy substrates. *Soil Biology and Biochemistry*, 127, 318–328. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.08.007>
- Omari, H., Pietrasiak, N., Ferrenberg, S. and Nishiguchi, M. K., 2022. A spatiotemporal framework reveals contrasting factors shape biocrust microbial and microfaunal communities in the Chihuahuan Desert. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115409>
- Pade, N. and Hagemann, M., 2014. Salt acclimation of cyanobacteria and their application in biotechnology. *Life* 5: 25–49. <https://doi.org/10.3390/life5010025>
- Pandey, K.D., Shukla, P.N., Giri, D. D. and Kashyap, A.K., 2005. Cyanobacteria in alkaline soil and the effect of cyanobacteria inoculation with pyrite amendments on their reclamation. *Biology and Fertility of Soil*, 41:451-457. 10.22059/ijswr.2017.212139.667506
- Fattahi, S. M., Soroush, A. and Huang, N., 2020. Wind erosion control using inoculation of aeolian sand with cyanobacteria. *Land Degradation and Development*, 31(15): 1-13. <https://doi.org/10.1002/ldr.3590>
- fixing chemicals for rapid induction of biological soil crust formation, *Arid Land Resources*
- Garcia Pichel, F. and Pringault, O., 2001. Cyanobacteria track water in desert soil. *Nature*, 413, 380-381. <https://doi.org/10.1038/35096640>
- Garcia-Pichel, F., Lopez-Cortes, A. and Nubel, U., 2001. Phylogenetic and Morphological Diversity of Cyanobacteria in Soil Desert Crusts from the Colorado Plateau. *Applied Environmental Microbiology*, 67(4): 1902-1910. doi:10.1128/AEM.67.4.1902-1910.2001
- Garcia-Pichel, F. and Wojciechowski, M. F., 2009. The evolution of a capacity to build supra-cellular ropes enabled filamentous cyanobacteria to colonize highly erodible substrates. *PLoS ONE* 4 (11), e7801. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007801>
- Gaysina, L. A., Bohunicka, M., Hazukova, V., and Johansen, J. R., 2018. "Biodiversity of terrestrial cyanobacteria of the South Ural region. Cryptogam". 39, 167–198. doi:10.7872/crya/v39.iss2.2018.167
- Guangyin, Zh. and Youcai, Zh., 2017. 181-273. In: *Pollution Control and Resource Recovery for Sewage Sludge. Chapter 5: Harvest of Bioenergy From Sewage Sludge by Anaerobic Digestion*. Butterworth-Heinemann Pub, 394p. <https://doi.org/10.1016/C2016-0-01791-6>
- Hagemann, M., Henneberg, M., Felde, V. J. M. N. L., Drahorad, S. L., Berkowicz, S. M., Felix Henningsen, P., 2015. Cyanobacterial diversity in biological soil crusts along a precipitation gradient, Northwest Negev Desert, Israel. *Microbial Ecology*, 70: 219–230. doi: 10.1007/s00248-014-0533-z
- Jung, P., Schermer, M., Briegel-Williams, L., Baumann, K., Leinweber, P., Karsten, U., Lehnert, L., Achilles, S., Bendix, J. and Budel, B., 2019. Water availability shapes edaphic and lithic cyanobacterial communities in the Atacama Desert. *Journal of Phycology*, 55: 1306-1318. <https://doi.org/10.1111/jpy.12908>
- Takeh, J., Gorji, M., Mohammadi, M.H., Asadi, H., Khormali, F., Sohrabi, M., Cerd, A., 2020. Biological soil crusts determine soil properties and salt dynamics under arid climatic condition in Qara Qir. *Iran. Science of the Total Environment*, 732: 139168. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139168>.
- Kashi Zenouzi, L., Kaboli, S. H., Khavazi, K. and Khosroshahi, M., 2022. Investigation of the Effect of Native Cyanobacteria in Sejzi Plain on Wind Erosion Control in the Laboratory. *Quarterly Journal of Environmental Erosion Research*, 12(2): 19-42. doi: 20.1001.1.22517812.1401.12.2.7.4
- Kheirfam, H. and Asadzadeh, F., 2019. Feasibility of Moving Sands Stabilization in the Dried-up Beds of Lake Urmia using Inoculation and Stimulation of Soil Native Cyanobacteria. *Applied Soil Research*, 8(1): 31-43.
- Kheirfam, H. and Roohi, M., 2020. Accelerating the formation of biological soil crusts in the newly dried-up lakebeds using the inoculation-based technique. *Science of the Total Environment*, 706, 136036.
- Kheirfam, H., Zarei Darki, B., Sadeghi, S. H. and Homaei, M., 2015. Identification and proliferation of soil microorganisms in Marzanabad region with capability in applying for soil and water conservation. *Iranian Journal of Ecological Agriculture*, 6 (1): 213-226.
- Khosroshahi, M., 2016. Iranian desert territory from the

- stability and invasion resistance of desert revegetation communities in northern China. *Ecosphere*, 11(2):e3043. <https://doi.org/10.1002/ecsc2.3043>
- Temraleeva, A. D., 2018. Cyanobacterial diversity in the soils of Russian dry teppe sand semi deserts. *Microbiology*, 87:249–260. doi: 10.1134/s0026261718020169
- Thomas, A. D., Hoon, S. R. and Linton, P. E., 2008. Carbon dioxide fluxes from cyanobacteria crusted soils in the Kalahari. *Applied Soil Ecology*, 39 (3): 254-263. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.12.015>
- Vincent, W. F., 2000. Cyanobacterial dominance in the polar regions. In: Whitton, B.A., Potts, M. (Eds) *The ecology of cyanobacteria*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/0-306-46855-7_12
- Wang, J., Zhang, P., Bao, J.-T., Zhao, J.-C., Song, G., Yang, H.-T., Huang, L., He, M.-Z. and Li, X.-R., 2020. Comparison of cyanobacterial communities in temperate deserts: a cue for artificial inoculation of biological soil crusts. *Science of the Total Environment*, 745: 140970. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140970>
- Weber, B., Büdel, B. and Belnap, J., 2016. "Biological soil crusts: an organizing principle in drylands". In: Belnap, J., Weber, Bettina, Büdel, Burkhard (Eds.), Chapter 1 *Biological Soil Crusts as an Organizing Principle in Drylands*. Springer, Berlin, pp. 3–13e.
- Williams, W., Eldridge, D. and Alchin, B. M., 2008. Grazing and drought reduce cyanobacterial soil crusts in an Australian Acacia woodland. *Journal of Arid Environment*, 72: 1064-1075. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.11.017>
- Wiltbank, L. B. and Kehoe, D. M., 2019. Diverse light responses of cyanobacteria mediated by phytochrome superfamily photoreceptors. *Nat. Rev. Microbiol.* 17: 37–50. doi: 10.1038/s41579-018-0110-4.
- Xiao, R., Yang, X., Li, M., Li, X., Wei, Y. Z., Cao, M., Ragauskas, A., Thies, M., Ding, J. H. and Zheng, Y., 2018. Investigation of composition, structure and bioactivity of extracellular polymeric substances from original and stress-induced strains of *Thraustochytrium striatum*. *Carbohydrate Polymers*, 195: 515–524. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2018.04.126>
- Zhang, B., Li, R., Xiao, P., Su, Y., and Zhang, Y., 2015. Cyanobacterial composition and spatial distribution based on pyrosequencing data in the Gurbantunggut Desert, northwestern China. *J. Basic Microbiol.* 56, 308–320. doi: 10.1002/jobm.201500226
- Zhao, Y., Jia, R. L. and Wang, J., 2019. Towards stopping land degradation in drylands: water saving techniques for cultivating biocrusts in situ. *Land Degradation and Development*, 30, 2336–2346. <https://doi.org/10.1002/ldr.3423>
- <https://doi.org/10.1007/s00374-005-0846-7>
- Park, C.; Li, X.; Jia, R.; Hur, J., 2017. Combined application of cyanobacteria with soil for fixing chemicals for rapid induction of biological soil crust information. *Arid Land Research and Management*, 31(1):81-93. <https://doi.org/10.1080/15324982.2016.1198842>
- Patova, E. N., Novakovskaya, I. V. and Deneva, S. V., 2018. The influence of edaphic and orographic factors on algal diversity in biological soil crusts on bare spots in the polar and subpolar Urals. *Eurasian Soil Science* 51:309–320. doi: 10.1134/s1064229318030109
- Pushkareva, E., Pessi, I. S., Namsaraev, Z., Mano, M. J., Elster, J. and Wilmotte, A., 2019. Cyanobacteria inhabiting biological soil crusts of a polar desert: Sor Rondane Mountains, Antarctica. *Systematic and Applied Microbiology*, 11p. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2018.01.006>
- Rego, A., Raio, F., Martins, T. P., Ribeiro, H., Sousa, A. G., Seneca, J., Baptista, M. S., Lee, C. K., Cary, C., Ramos, V., Carvalho, M. F., Leao, P. N. and Magalhaes, C., 2019. Actinobacteria and cyanobacteria diversity in terrestrial antarctic microenvironments evaluated by culture-dependent and independent methods. *Frontiers in Microbiology*, 10: 1-19. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01018>
- Reynolds, J.F., Smith, D. M. S., Lambin, E. F., Turner, B. L., Mortimore, M., Batterbury, S. P. J., Downing, T. E., Dowlatabadi, H., Fernandez, R. J., Herrick, J. E., Huber-Sannwald, E., Jiang, H., Leemans, R., Lynam, T., Maestre, F. T., Ayarza, M. and Walker, B., 2007. Global desertification: building a science for dryland development. *Science (New York, N.Y.)* 316, 847–851. DOI: 10.1126/science.1131634
- Ritchie, R. J., 2006. Consistent sets of spectrophotometric chlorophyll equations for acetone, methanol and ethanol solvents. 89(1): 27-41. doi: 10.1007/s11120-006-9065-9.
- Rodriguez-Caballero Emilio, B.J., Burkhard, B., Crutzen Paul, J., Andreae Meinrat, O., Ulrich, Poeschl, Weber, Bettina, 2018. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, 11: 185-189. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0072-1>
- Roman, J. R., Roncero-Ramos, B., Rodriguez-Caballero, E., Chamizo, S. and Canton, Y., 2021. Effect of water availability on induced cyanobacterial biocrust development. *Catena*, 197: 104988. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104988>
- Roman, J. R., Chamizo, S., Roncero-Ramos, B., Adessi, A., De Philippis, R. and Canton, Y., 2021. Overcoming field barriers to restore dryland soils by cyanobacteria inoculation. *Soil and Tillage Research*, 207: 104799. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104799>
- Roncero-Ramos, B., Munoz-Martin, M., Chamizo, S., Fernandez-Valbuena, L., Mendoza, D., Perona, E., 2019. Polyphasic evaluation of key cyanobacteria in biocrusts from the most arid region in Europe. *PeerJ*. 7:e6169. doi: 10.7717/peerj.6169
- Rossi, F., Mugnai, G. and Di Philippis, R., 2017. Complex role of the polymeric matrix in biological soil crusts. *Plant and Soil*, 429:19-34. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3441-4>
- Rossi, F., Mugnai, J. and De Philippis, R., 2022. Cyanobacterial biocrust induction: A comprehensive review on a soil rehabilitation-effective biotechnology. *Geoderma*, 415:115766. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.115766>
- Song, G., Li, X. and Hui, R., 2020. Biological soil crusts increase